Våra rödlistade jordlöpares habitatkrav

HÅKAN LJUNGBERG

Ljungberg, H.: Våra rödlistade jordlöpares habitatkrav. **[Important habitats for red-listed ground beetles in Sweden]** - Entomologisk Tidskrift 123 (4): 167-185. Uppsala, Sweden 2002. ISSN 0013-886x.

The most important habitats for red-listed ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in Sweden are described. In dry as well as wet environments the ground beetle fauna is most diverse in open habitats in early successional stages, with sparse and/or low vegetation. Almost all of the red-listed species are associated with such habitats, of which the most important are *Corynephorus*-grassland, *Calluna*-heaths, dry pastures, alvar, managed wetlands, oligotrophic bogs, river shores, sandy sea shores and seaside cliffs. In all except perhaps the most nutrient-poor of these habitats the sparse vegetation is maintained by different forms of disturbance, including anthropogenic impact such as grazing, mowing and other agricultural practices as well as natural processes such as water-level fluctuations, extreme drought, fire, erosion and upfreezing. Many early successional habitats formerly common are today threatened by overgrowing, especially in the agricultural landscape. Important causes include cessation of management (grazing and hay mowing), changes in farming practices, draining, water table regulation and exploitation of rivers for hydroelectric purposes. These processes are compounded by eutrophication due to atmospheric nitrogen deposition and the application of artificial fertilizers. Man-made habitats such as abandoned gravel- or clay-pits, quarries, fallow fields and other types of ruderal ground are of great importance for many threatened species, acting as refugia and/or corridors when the natural habitats are becoming increasingly fragmented. More than 50% of the species on the Swedish red list occur partly or mainly in such man-made habitats.

H. Ljungberg, Kanalgatan 35A, 241 30 Eslöv, Sweden.
E-mail: hakan.ljungberg@tiscali.se.

Kvartetten som sprängdes

Sommaren 1936 gjorde Carl H. Lindroth en resa tvärs igenom Sverige, från sydvästra Skåne i söder till Norrbottens kustland i norr. Resans syfte var att samla in kompletterande uppgifter om svenska jordlöpares utbredning, till monumentalverket ”Die Fennoskandischen Carabidae” (Lindroth 1945, 1949). Resan var absolut inte någon ”Eriksgata” från den ena klassiska jordlöparlokalen till den andra — Lindroth besökte t.ex. varken Öland, Gotland eller fjälltrakterna. I stället vinnlade han sig om att täcka in de minst undersökta delarna av landet. Att resan ändå resulterade i sammanlagt 211 arter (65% av den svenska faunan) vittnar om en imponerande insamlingsinsats. Trots detta är det några fynd från hans resa som alltid har förundrat mig. Begrunda fynden av följande fyra våtmarksjordlöpare, och håll i minnet att de är resultaten av en persons översiktliga insamlingar på godtyckligt utvalda lokaler under en fältsäsong: *Elaphrus uliginosus* på tre lokaler (i Västergötland, Uppland och Västerbotten), *Panagaeus cruxmajor* på fyra lokaler (i Skåne, Småland och Västergötland), *Chlaenius nigricornis* på fem lokaler (i Skåne, Västergötland, Södermanland, Västmanland och Värmland) och *Chlaenius tristis* på två lokaler (i Västergötland och Uppland). Vid Vänern nära Otterbäcken i Västergötland förekom alla fyra arterna tillsammans. På en annan lokal vid Vänern (i sydöstra Värmland) kunde Einar Wirén något decennium senare notera samma fyra arter (Lindroth *in litt.*), och samma kvartett har också upp-

Tabell 1. Rödlistade jordlöpare i Sverige (enligt Gärdenfors 2000). Arter i hotkategorierna RE och DD (11 st.) har uteslutits, liksom synantropa arter (2 st.) och arter med dokumenterad förekomst endast från en svensk lokal (5 st.). Fuktighetspreferens: H = hygrofil, M = mesofil, X = xerofil. Omarbetat från Ljungberg 2001b.

Ground beetles on the Swedish red list, excluding the categories regionally extinct and data deficient, synanthropous species and species known only from one locality. Moisture preference: H = hygrophilous, M = mesophilous, X = xerophilous. S = associated with open habitats in an early successional stage. Major threats: clear cutting (avverkning), overgrowing (igenväxning), draining (dikning), water table regulation (reglering). T = occurs also in gravel- or clay pits and other man-made ruderal habitats.

Art	Fuktighets-preferens	Biotop	Tidig succession	Främsta hot	Rödliste-kategori	Även i täkter
Abax parallelepipedus	M	Lövskog		Avverkning	VU	
Acupalpus dubius	H	Stränder	S	Igenväxning	EN	T
Agonum duftschmidi	H	Lövsumpskog		Dikning	NT	
Agonum lugens	H	Stränder, kärr		Reglering	NT	
Agonum marginatum	H	Stränder	S	Igenväxning	NT	T
Amara infima	X	Ljunghed, sandmark	S	Igenväxning	NT	T
Amara littorea	X	Ruderatmark, trädesåkrar	S	Igenväxning	EN	T
Badister lacertosus	H	Fuktig lövskog		Dikning	NT	
Bembidion andreae	H	Stränder, rasbranter	S	Igenväxning	CR	T
Bembidion argenteolum	H	Stränder	S	Reglering	NT	
Bembidion humerale	H	Torvmark	S	Dikning	VU	T
Bembidion litorale	H	Stränder	S	Reglering	NT	
Bembidion lunatum	H	Stränder	S	Reglering	VU	T
Bembidion nigricorne	X	Ljunghed, sandmark	S	Igenväxning	NT	T
Bembidion petrosum	H	Älvstränder	S	Reglering	VU	
Bembidion ruficolle	H	Stränder	S	Reglering	NT	T
Bembidion semipunctatum	H	Älvstränder	S	Reglering	NT	
Bembidion stephensi	H	Rasbranter, strandbrinkar	S	Reglering	NT	T
Brachinus crepitans	X	Torrmarker	S	Igenväxning	VU	T
Calosoma reticulatum	X	Alvarmark, torrängar	S	Igenväxning	EN	
Carabus convexus	X	Torrmarker	S	Igenväxning	VU	T
Carabus intricatus	M	Lövskog		Avverkning	VU	
Chlaenius costulatus	H	Kärr	S	Dikning	VU	
Chlaenius nigricornis	H	Stränder	S	Igenväxning	NT	T
Chlaenius quadrisulcatus	H	Kärr, stränder	S	Dikning	VU	
Chlaenius sulcicollis	H	Kärr, stränder	S	Dikning	CR	
Chlaenius tristis	H	Stränder	S	Igenväxning	VU	
Chlaenius vestitus	H	Stränder, rasbranter	S	Igenväxning	EN	T
Cicindela maritima	H	Stränder	S	Reglering	EN	
Cymindis humeralis	X	Alvarmark, torrängar	S	Igenväxning	VU	
Cymindis macularis	X	Sandmark	S	Igenväxning	NT	T
Dyschirius angustatus	H	Rasbranter, älvstränder	S	Reglering	VU	T
Dyschirius chalceus	H	Stränder	S	Igenväxning	EN	T
Dyschirius impunctipennis	H	Stränder	S	Exploatering	VU	
Dyschirius intermedius	H	Rasbranter, strandbrinkar	S	Igenväxning	VU	T
Elaphrus uliginosus	H	Stränder, kärr	S	Igenväxning	NT	T
Harpalus anxius	X	Sandmark	S	Igenväxning	NT	T
Harpalus calceatus	X	Sandmark, trädesåkrar	S	Igenväxning	EN	T
Harpalus flavescens	X	Sandmark	S	Igenväxning	EN	T
Harpalus griseus	X	Sandmark, trädesåkrar	S	Igenväxning	EN	T
Harpalus hirtipes	X	Sandmark	S	Igenväxning	EN	T
Harpalus luteicornis	X	Torrängar, hedmark	S	Igenväxning	VU	T
Harpalus melancholicus	X	Sandmark	S	Igenväxning	VU	T
Harpalus neglectus	X	Sandmark	S	Igenväxning	NT	
Harpalus picipennis	X	Sandmark	S	Igenväxning	NT	T
Harpalus servus	X	Sandmark	S	Igenväxning	NT	T
Harpalus subcylindricus	X	Alvarmark, torrängar	S	Igenväxning	NT	T
Lebia cyanocephala	X	Alvarmark, torrängar	S	Igenväxning	EN	
Nebria salina	M	Hedmark, alvarmark	S	Igenväxning	NT	T
Ophonus azureus	X	Alvarmark, torrängar	S	Igenväxning	NT	
Ophonus puncticollis	X	Torrmarker	S	Igenväxning	NT	T
Panagaeus cruxmajor	H	Stränder, kärr	S	Igenväxning	NT	T
Perileptus areolatus	H	Älvstränder	S	Reglering	VU	
Platynus krynickii	H	Lövsumpskog		Dikning	NT	
Platynus mannerheimi	H	Gransumpskog		Dikning	NT	
Platynus longiventris	H	Lövsumpskog vid älvstränder		Reglering	EN	
Pterostichus punctulatus	X	Sandmark, trädesåkrar	S	Igenväxning	CR	T

Tabell 2. Antalet svenska rödlistade jordlöpararter av olika kategorier (summerat från Tabell 1).

The number of red-listed carabid species in Sweden in different categories (sums from Table 1).

Kategori	Antal arter
Totalt	57
Lever på öppen mark i tidig succession	49
Hotade av igenväxning	34
Hotade av reglering/dikning	14
Förekomst i täkter	33

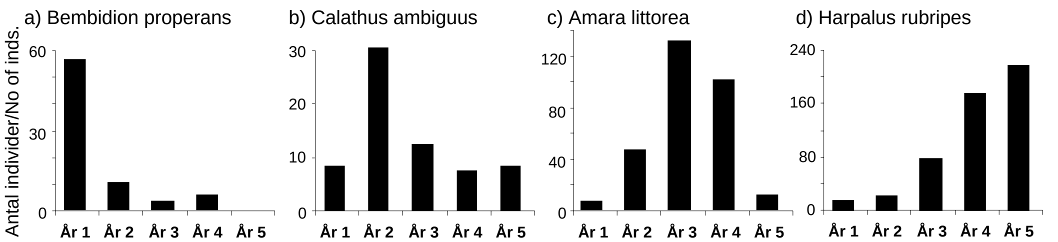
getts ifrån en lokal i Skåne (Roth 1896) och från två lokaler på Öland (Ljungberg, opubl. databas). Det förefaller som om dessa fyra arter regelbundet förekom tillsammans på många platser i södra och mellersta Sverige. I dag är situationen en helt annan. Alla fyra arterna står på rödlistan (Gärdenfors 2000), och någon svensk lokal där de kan påträffas tillsammans är överhuvud taget inte känd. Hoten mot de fyra arterna kan enklast sammanfattas i ett ord: igenväxning.

Det försummade skalbaggsperspektivet

Att igenväxning är ett stort hot mot det svenska landskapets biologiska mångfald är väl inte någon nyhet. Vad som kanske är mindre uppenbart är att detta inte bara omfattar den storskaliga igenväxningen (d.v.s. förbuskning eller beskogning av öppna marker), utan också processer som ur ett mänskligt perspektiv kan tyckas försumbara. En ganska blygsam förtätning eller höjdtillväxt i markskiktet — t.ex. i en betesmark som fortfarande hävdas men med ett lägre betestryck — kan ha stora effekter på insektfaunan, även om en mänsklig observatör från sin utsiktspunkt halvannan meter över marken fortfarande upplever naturtypen som helt öppen. För att förstå de faktorer som är mest relevanta för de marklevande insekterna måste vi bildligt och bokstavligt ner med näsan i markplanet.

I den här artikeln försöker jag med hjälp av en genomgång av litteraturen belysa hur de flesta av de rödlistade arterna i skalbaggsfamiljen jordlöpare (Carabidae) är knutna till tidiga successionsstadier; miljöer som upprätthålls av olika former av *störning* (se nedan för en definition av detta begrepp). De viktigaste habitaten för rödlistade jordlöpare beskrivs och relateras till olika störningsregimer.

Jordlöparna är vår tredje största skalbaggsfamilj, med i runda tal 330 bofasta svenska arter (Lundberg 1995). I många miljöer är jordlöparna ett framträdande inslag i markfaunan. Flera arter är stora och iögonfallande, och har dessutom specifika habitatkrav. I flera europeiska länder har jordlöparna varit föremål för faunistiska studier, och förutom rent grundläggande karteringar av arternas utbredning har flera arbeten också behandlat förändringar i faunan (Bangsholt 1983, Desender & Turin 1989, Turin & den Boer 1988, Turin 1990, Marggi 1992, Maelfait *m.fl.* 1994). I centraleuropeisk litteratur finns talrika arbeten om jordlöpares ekologi, framför allt på åkermark och gräsmarker i jordbrukslandskapet (Luff 1996). Bland annat har detaljerade sammanställningar över jordlöpares förekomst i olika miljöer gjorts med utgångspunkt ifrån omfattande material insamlade med fallfällor på ett stort antal lokaler. Med hjälp av olika



Figur 1. Jordlöpare på igenväxande trädesåkrar — exempel på arter som uppvisar abundansmaxima under olika faser av igenväxningen (ur Schnitter 1994).

Ground beetles on fallow fields during the first five years of succession. Abundance maxima in: a) year 1, b) year 2, c) year 3, d) year 5.



Figur 2. Vät på Ölands Stora alvar. Betet håller vegetationen gles och kort en bit ut i vattnet, och skapar ett gynnsamt mikroklimat för många strandlevande insekter. Karakteristiska jordlöpare i denna miljö är guldgrön sammetslöpare ***Chlaenius nigricornis,*** *större korslöpare* ***Panagaeus cruxmajor*** *och vätbroklöpare* ***Badister meridionalis****. Vickleby, juni 2000.*

Well-managed wetland. Grazing keeps the vegetation low, creating a favourable microclimate for many carabids and other insects.

statistiska tekniker har mark- och vegetationstyper grupperats efter deras jordlöparsamhällen (Luff *m.fl.* 1989, Eyre & Luff 1990, Luff *m.fl.* 1992, Turin *m.fl.* 1991). Det har emellertid visat sig att sådana studier inte alltid gett resultat som är användbara i naturvårdssammanhang (Holmes *m.fl.* 1993b). Det som till mycket stor del saknas i de ovannämnda habitatgrupperingarna är just insikten om vegetationsstrukturens betydelse, d.v.s. markskiktets beskaffenhet samt fältskiktets höjd och täckningsgrad. Man har helt enkelt glömt att lägga sig ner på marken!

Jordlöparnas knytning till tidiga successionsstadier

I sin egenskap av oftast rätt polyfaga rovdjur, allätare eller (främst släktena *Amara* och *Harpalus*) fröätare är jordlöparna relativt oberoende av förekomsten av specifika växtarter. Desto viktigare är då markytans egenskaper såsom jordart, kornstorlek, fuktighet och mikroklimatiska faktorer som solexponering (till stor del en funktion av markvegetationens struktur och täckningsgrad). För jordlöparfaunan har alltså en igenväxning som medför ett mer slutet vegetationstäcke och en förnaansamling i markytan en stor effekt, något som belyses av flera studier. De utan jämförelse viktigaste faktorerna som styr artsammansättningen av jordlöpare på brittiska hedmarker är vegetationsstruktur och markfuktighet, där vissa jordlöparsamhällen är associerade med tidiga successionsfaser i ljungvegetationens utveckling (Gardner 1991, Usher & Thompson 1993). Ett annat exempel är en slåttermark där hävden upphörde. Jordlöparfaunan undergick då en succession från ett samhälle dominerat av xerofila öppenmarksarter till ett samhälle av mer skugg- och fuktighetskrävande arter (Rushton *m.fl.* 1990). Det ökade inslaget av fuktighetskrävande arter speglade inte någon

skillnad i hydrologi mellan de undersökta ytorna, utan snarare de fuktigare mikrohabitat som skapades i en högre gräsvegetation med ökande förnaansamling. I irländska gräshedar har det visats experimentellt att även några års beteshävd har stora effekter på åtskilliga jordlöpararters förekomst. En av de arter som påverkades mest var *Nebria salina*, som dominerade starkt på de betade ytorna (McFerran *m.fl.* 1994).

Studier av trädesåkrar visar hur jordlöparfaunan ändrar sammansättning under en igenväxningssuccession. Medan vissa arter uppvisade ett maximum tidigt under successionen för att sedan avta eller helt försvinna, tilltog andra i antal allt eftersom igenväxningen fortskred (Fig. 1). De regionalt rödlistade arterna (t.ex. de även hos oss rödlistade *Pterostichus punctulatus, Amara littorea* och *Harpalus calceatus*) var nästan helt begränsade till de tidiga successionsstadierna (Klinge 1993, Schnitter 1994). En intressant studie som har relevans för flera svenska sandfält (se nedan) gjordes på militära övningsfält i det gamla Östtyskland (Mossakowski *m.fl.* 1990). Där jämfördes jordlöparfaunan på sandiga ljungdominerade marker utsatta för slitage av stridsvagnar med faunan på ohävdad, igenväxande ljunghed. Trots artikelns titel (”carabid beetles as indicators of habitat destruction”), visade sig faunan vara artrikast på de marker som befann sig i succession efter tidigare ”förstörelse”. Om man enbart räknar diversiteten av de hed- och sandmarksarter som i Europa anses som sällsynta eller hotade, var bilden ännu tydligare.

Den i Västeuropa starkt hotade hedarten *Carabus nitens* har i flera studier visat sig vara nästan helt begränsad till de ljunghedspartier där vegetationen (som en följd av röjning eller bränning) befann sig i en tidig successionsfas (Gardner 1991, Assmann & Janssen 1999). I extensivt hävdade ljunghedspartier med grov och högvuxen ljung, tätt moss- och lavtäcke i markskiktet och humusanrikning reproducerade *C. nitens* sig ej. I en annan studie har både högre diversitet och större antal rödlistade arter (bl.a. *Carabus convexus, Amara infima, Harpalus calceatus* och *Cymindis macularis*) observerats i de partier av ljunghedar där vegetation och humusskikt avlägsnats (Irmler *m.fl.* 1994).

Betydelsen av störning

Många av de öppna markernas jordlöpare och flertalet av de hotade arterna är alltså knutna till vegetationsfattiga miljöer och tidiga successionsstadier (Eyre *m.fl.* 1990, McFerran *m.fl.* 1994). Sådana miljöer upprätthålls av olika former av *störning*. Växtekologerna definierar ”störning” som en förstörelse eller förlust av växtbiomassa (Grime 2001). I denna definition ryms både kulturbetingade företeelser som bete, slåtter eller trampslitage och naturliga processer såsom vattennivåfluktuationer, extrem torka, erosion, uppfrysning eller brand. Det är alltså fel att – så som ofta görs – betrakta ohävdade öppna naturmiljöer som stabila, ostörda miljöer. Gemensamt för de olika störningsprocesserna är att de åstadkommer en föryngring av vegetationen där lågvuxna och konkurrenssvaga arter gynnas (Fig. 2). Vid upphörd störning sker en succession där högvuxna, konkurrensstarka växter tar överhanden, och en ansamling av förna sker (Fig. 3). Liknande förändringar sker om markens näringsförhållanden ändras genom gödsling, vilket ger en tätare grässvål och ett större inslag av bredbladiga gräs. En nytillkommen faktor som verkar i samma riktning är det atmosfäriska kvävenedfallet. Särskilt i de mest näringsfattiga miljöerna kan denna atmosfäriska gödning ha betydande inverkan på vegetationsstrukturen och därmed också på mikroklimatet.

Att det verkligen är mikroklimatiska faktorer som ligger bakom knytningen till vegetations-



Figur 3. Strandäng som legat ohävdad i några år. Flaggan i bildens högra del är 1,5 m hög. Gustav Adolf, Kvarnnäsviken, juli 1995.

Eutrophic lake shore a few years after the cessation of grazing.

Tabell 3. Våtmarksjordlöpare som vid Tåkern uppvisat tydliga förändringar i frekvens under tiden 1930-1984 (ur Antonsson & Lennartsson 1985). Igenväxningstolerans: "-" missgynnas, "=" indifferent, "+" gynnas. Omarbetat från Ljungberg 2001b.

Wetland carabids from the lake Tåkern showing significant changes in abundance between 1930 and 1984. Tolerance towards overgrowing: disfavoured (-), indifferent (=), favoured (+).

Art	Trend 1930-1984	Igenväxnings-tolerans
Carabus nitens	-	-
Elaphrus uliginosus	-	-
Blethisa multipunctata	-	=
Bembidion varium	-	-
Agonum versutum	-	=
Agonum marginatum	-	-
Bembidion transparens	+	+
Pterostichus aterrimus	+	+
Agonum gracile	+	=
Badister dilatatus	+	+
Badister sodalis	+	+
Odacantha melanura	+	+
Demetrias imperialis	+	+

fattiga miljöer och tidiga successionsstadier styrks av att flera arter som hos oss är knutna till hävdade eller på annat sätt störda miljöer förefaller vara mer anspråkslösa längre söderut i Europa. I Belgien studerades faunan på slåttermark, betesmark och ohävdad gräsmark längs åstränder, varvid arter som *Elaphrus uliginosus, Pterostichus anthracinus, Agonum marginatum* och *Chlaenius nigricornis* inte uppvisade någon tydlig dragning till de hävdade lokalerna (Desender *m.fl.* 1984). Samma fenomen har observerats hos vissa hävdgynnade växter, som tycks vara mer beroende av störning här uppe i de nordligaste delarna av sitt utbredningsområde. Sannolikt beror detta på att deras konkurrensförmåga här är sämre (Ekstam & Forshed 1992). För värmekrävande jordlöpare kan möjligen mikroklimatet vara avgörande för deras existens på våra breddgrader, medan deras larvutveckling längre söderut kan ske även i mer igenvuxna miljöer med ett svalare mikroklimat.

Jordlöparna på rödlistan

På den svenska rödlistan (Gärdenfors 2000) finns 75 jordlöpararter upptagna. Om man räknar bort regionalt utdöda arter (9), arter rödlistade som "kunskapsbrist" (2), mer eller mindre synantropa arter (2) och arter som i landet endast påträffats på en lokal och till stor del hotas av slumpfaktorer (5), återstår en kärna av 57 arter (Tabell 1). Dessa kan sägas utgöra de för naturvården mest relevanta arterna, när "kuriosafallen" sorterats bort. Den stora dominansen av arter knutna till öppen mark i tidiga successionsfaser är påfallande (Tabell 2). De två stora hoten mot dessa 49 arter är igenväxning (34 arter) och förändrad hydrologi (reglering/dikning, 14 arter). Om man dessutom betänker att också vattenreglering i första hand medför en igenväxning (p.g.a. minskad eller upphörd störning), så framstår igenväxning än tydligare som hotfaktorn framför andra. Rödlistor och studier av faunaförändringar i övriga Europa ger en helt samstämmig bild (se t.ex. Bangsholt 1983). I Belgien har ett fåtal allmänna arter blivit mer allmänna, på bekostnad av ett större antal sällsynta arter som har blivit ännu sällsyntare (Desender *m.fl.* 1994). Påfallande är att, trots att de senaste årtiondena uppvisar ett varmare klimat, många av de minskande arterna är termofila.

Effekten av bete och slåtter

De viktigaste av de kulturbetingade störningsformerna är bete och slåtter. Såväl bete som slåtter föryngrar vegetationen, håller den i en tidig successionsfas och ger i jämförelse med ohävd ett artrikt växtsamhälle, en kraftigt minskad förnabildning och en större solinstrålning till marken (Alexandersson *m.fl.* 1986). Betet skapar dessutom en mosaik av hårdbetade ytor och ratade tuvområden, och vid högt betestryck ger den kortsnaggade vegetationen i kombination med nakna, upptrampade ytor en ökad värmeinstrålning. Därigenom skapas ett varmare mikroklimat – framför allt värms marken upp tidigare på våren. Också slåtterhävd gynnar mossor och låga örter, och förhindrar förnaansamling. Viktiga skillnader mellan bete och slåtter är att slåttermarken saknar betesmarkens utpräglade mosaik. Vegetationen blir visserligen inte lika sluten som på ohävdad mark, men tuvigheten och de upptrampade, nakna fläckarna saknas.

I brittiska våtmarker visade sig beteshävd vara en av de faktorer som hade störst inverkan

på jordlöparfaunans artsammansättning (Holmes *m.fl.* 1991, 1993a,b). Det största artantalet återfanns i hävdade näringsrika kärr, där också ett större antal habitatspecialister påträffades, inklusive flera arter som betraktas som sällsynta i Storbritannien. Svenska erfarenheter beträffande våtmarksarternas förhållande till hävd är i stora drag samstämmiga (Ljungberg 1994, 1995). I Carl H. Lindroths publikationer om svenska jordlöpare (Lindroth 1945, 1949, 1961) finns emellertid, trots att arternas biotopkrav beskrivs mycket utförligt och insiktsfullt, inte ett ord om att bete eller slåtter (eller frånvaron av desamma) skulle ha någon inverkan på arternas förekomst. Förmodligen beror detta på att betes- och slåtterhävd vid denna tidpunkt var så utbredda företeelseer att man knappast reflekterade över vad som skulle hända om de upphörde i stor skala. I dag sitter vi med facit i hand.

Vid fågelsjön Tåkern finns data såväl från insamlingar på 1920-30-talen när sjöns stränder i stor utsträckning var beteshävdade (Palm 1931, 1932, 1937), som från en inventering 1983-84, kring den tidpunkt då beteshävden nådde ett minimum (Antonsson & Lennartsson 1985). Skillnaden i habitatval mellan de arter som minskat under tidsperioden 1930-1984 och de arter som ökat är slående (Tabell 3). De minskande arterna utgörs främst av arter knutna till blöt eller fuktig mark med kort vegetation av gräs och mossor. *Elaphrus uliginosus*, *Agonum marginatum* och *Carabus nitens* är minskande arter också i ett nationellt perspektiv. De ökande arterna hör alla hemma på vegetationsrika stränder med högstarr eller vass, gärna med kraftig ansamling av förna i markskiktet. De uppvisar alla en stabil eller ökande trend under 1900-talet i landet som helhet. Tåkerns jordlöpare bär alltså vittnesbörd om en tilltagande igenväxning, sannolikt förorsakad av vattenståndsregleringar och upphörande bete i kombination med eutrofiering.

I en studie av marklevande skalbaggar på sju lokaler i nordöstra Skåne (Ljungberg 1995) kunde faunan jämföras mellan sedan länge beteshävdade strandängar (3 lokaler), slåtterhävdade strandängar (2 lokaler) och strandängar som varit stadda i igenväxning under 2 resp. >10 år (vardera 1 lokal). Artantalet var betydligt högre på de tre beteshävade lokalerna än på de ohävdade. De slåtterhävdade lokalerna intog en mellanställning beträffande artantal, men antalet sällsynta arter kunde mäta sig med de beteshävdade. Såväl likheterna som skillnaderna mellan bete och slåtter avspeglades i markfaunans artsammansättning. På de slåtterhävdade lokalerna saknades de arter som fordrar solexponerade ytor av torv, gyttja eller mineraljord utan eller med sparsam, tilltryckt vegetation, bl. a. *Agonum marginatum.* Å andra sidan uppvisade flera av de igenväxningskänsliga arterna (t.ex. *Chlaenius nigricornis*) ingen tydlig preferens för lokaler med beteshävd framför slåtterängar, utan kan enklast beskrivas som hävdgynnade.

Viktiga störningspräglade miljöer

I de följande styckena går jag igenom de miljöer som är de viktigaste för rödlistade jordlöpare i Sverige. Den mest avgörande enskilda faktorn bakom jordlöparsamhällens artsammansättning är förmodligen markfuktighet; torra och blöta marker har mycket få arter gemensamma. Av denna anledning har jag delat in miljöerna efter fuktighet. Beskuggning är en annan viktig parameter, men eftersom det stora flertalet rödlistade jordlöpare hör hemma i öppna miljöer (de få undantagen behandlas under ”övriga miljöer” nedan) kan vi här bortse från beskuggningen.

Vegetationsfattiga torrmarker

I denna kategori finns flera olika vegetationstyper, med delvis överlappande jordlöparsamhällen. Här behandlas endast de rödlistade arterna. En fullständigare genomgång finns i Ljungberg (2001b).

Sandgräshedar

Växter karakteristiska för tidiga successioner på torr, näringsfattig sandmark är bl.a. borsttåtel, sandstarr och tofsäxing. Förutom extrem torka på det lättdränerade underlaget kan störningen utgöras av sanddrift (främst på flygsand vid havskusten), bete eller omrörning p.g.a. annat markslitage. Liknande successioner uppstår också på sandiga trädesåkrar (Weimarck & Weimarck 1985). Flera av de värdefullaste sandfälten i Sydsverige har under efterkrigstiden använts som militära övningsfält, och hållits öppna inte bara av betesdjur utan också av slitage från

stridsvagnar och andra militära fordon (Ljungberg 1989, 1999) (Fig. 4). Sandfälten hålls alltså öppna av både naturliga och kulturskapade störningsregimer. På senare år har det dock blivit uppenbart att den ökande atmosfäriska kvävebelastningen gör att tidigsuccessioner på näringsfattig sandmark i allt högre grad är beroende av antropogen störning. Särskilt gäller detta i sydligaste Sverige, där sandmarkernas framtid är osäker. Jordlöparfaunan på sandmarker är relativt väl studerad. Sydsveriges borsttåtelhedar hyser en artrik fauna av värmekrävande arter, framför allt inom släktet *Harpalus* (Schjøtz-Christensen 1965, 1966), där de rödlistade arterna är *H. melancholicus, H. neglectus, H. servus, H. anxius, H. picipennis, H. hirtipes* och *H. flavescens* (Fig. 5). Arter som *Amara infima* och *Cymindis macularis* har en större utbredning, och förekommer också på sandfält i mellersta och norra Sverige. Flera svenska inventeringar berör sandfältens jordlöparfauna (Baranowski & Sörensson 1981, Ljungberg 1989, 1999, in press, Sörensson 1989, 2000).

Ljunghedar

De västsvenska ljunghedarna är för sin existens helt beroende av skötsel genom bete och återkommande bränning (Ekstam & Forshed 2000). Begreppet ljunghed innefattar såväl torra som fuktiga miljöer, vilket också speglas i jordlöparfaunan. Torra, sandiga partier ansluter till de hedartade sandmarkerna med arter som *Bembidion nigricorne, Amara infima* och *Cymindis macularis,* gräsdominerade partier har arter som *Carabus convexus, Harpalus luteicornis* och *Cymindis humeralis* gemensamma med torrängarna medan fuktigare partier kan kännetecknas av *Nebria salina, Carabus nitens* (ej på den



Figur 4. Flygsandfält med borsttåtelvegetation, på det militära övningsfältet Revingehed. Körning med bandfordon åstadkommer en periodisk omrörning som håller vegetationen i ett tidigt successionsstadium. Rödlistade jordlöpare i denna miljö är ***Harpalus neglectus, H. servus****,* ***H. anxius, H. picipennis****,* ***H. hirtipes, H. flavescens*** *och* ***Cymindis macularis****. Silvåkra 29/6 1993.*

Sandy area with ***Corynephorus*** *vegetation. The field is a military training area, and the early successional stage is maintained by the recurring disturbance from tanks and other vehicles.*

svenska rödlistan men i ett större perspektiv en starkt minskande art) och torvmarksarter som *Elaphrus uliginosus* och *Bembidion humerale*. Flera svenska inventeringar behandlar jordlöparfaunan på ljunghedar (Andersson & Appelkvist 1987, Appelkvist & Bengtsson 1995, Gunnarsson & Götmark 1998, Ljungberg 1989, *in press*). Också i Centraleuropa hör ljunghedar till de mest välstuderade miljöerna med avseende på jordlöparfaunan (Gardner 1991, van Essen 1994, Irmler *m.fl.* 1994).

Alvarmark

Ölands och Gotlands alvarmarker är ”klassiska” jordlöparmarker. Det unika med alvaren är att vegetationen över stora arealer hålls i ett tidigt successionsstadium av naturliga störningsprocesser även i avsaknad av hävd. På Stora Alvarets tunna vittringsjordar förhindrar näringsbrist, extrem torka, översvämningar och froströrelser uppkomsten av ett sammanhängande växttäcke. Man kan därför tänka sig att alvaren — åtminstone för en tid — skulle kunna fungera som refugier för en igenväxningskänslig fauna som på många andra håll trängts tillbaka. En nyligen genomförd inventering (Ljungberg *in press*) visar dock att endast ett litet fåtal av alvarmarkernas hotade jordlöpare är knutna till de egentliga s.k. naturalvaren (Ekstam & Forshed 2002). Karakteristiska jordlöpare på naturalvaren är *Nebria salina*, *Calosoma reticulatum* (Fig. 6), *Carabus nitens* och *Harpalus subcylindricus*. Flertalet av de rödlistade jordlöpare som uppfattats som typiska för Ölands och Gotlands alvarmarker hör i stället hemma på alvarens torrängar (se nedan) — en miljö som är helt beroende av hävd för att inte växa igen.



*Figur 5. Gul frölöpare, **Harpalus flavescens**. De få svenska lokalerna för arten är alla belägna på militära pansarövningsfält, där den gynnas av det extrema markslitaget. Silvåkra 29/6 1993.*

The known Swedish localities for this species are all located on military training fields, where the intense disturbance maintains areas of shifting sand with sparse vegetation.



*Figur 6. Alvarlarvmördaren **Calosoma reticulatum**, en art som minskat starkt och nu i hela Nordeuropa endast lever kvar på de kargaste delarna av Ölands stora alvar. Vickleby, Karlevi alvar 4/6 2000.*

*In northern Europe, **Calosoma reticulatum** is today restricted to the Great Alvar of Öland. On the extremely thin alvar soils a sparse vegetation is maintained by natural disturbances such as drought, periodic flooding and frost movement.*

Torrängar (Fig. 8)

Som nämnts ovan är torrängar nästan helt beroende av hävd för att inte växa igen, och det minskande betet på magra utmarker har slagit hårt mot torrängarnas fauna. Rödlistade jordlöpare i denna miljö är *Carabus convexus*, *Brachinus crepitans*, *Ophonus azureus*, *Harpalus luteicornis*, *Cymindis humeralis* och *Lebia cyanocephala*. *Brachinus* och *Lebia* har ett parasitiskt levnadssätt, och drabbas därför särskilt hårt när såväl deras egen som värddjurens livsmiljö försämras och fragmenteras. Flera svenska inventeringar berör jordlöparfaunan i torrängsmiljöer (Appelkvist & Bengtsson 1995, Bornfeldt 1968, 1995, Ljungberg *in press*).

Sötvattensstränder och andra våtmarker

Jordlöparfaunan i kärr och vid stränder av stillastående eller långsamt flytande vatten kan indelas grovt efter näringstillgång, även om en viss

överlappning finns och många arter förekommer i såväl näringsrika som näringsfattiga miljöer. Hög näringstillgång är ofta förbunden med hög kalkrikedom och vice versa, men sambandet är inte absolut (Weimarck & Weimarck 1985). Kalkkärr är ofta inte särskilt näringsrika, utan tvärtom näringsfattiga. Kalkkärrens jordlöparfauna ger uttryck för detta, och ansluter sig närmare till de näringsfattiga kärrens och högmossarnas än till de näringsrika kärrens. Ett exempel är *Bembidion humerale*, som uppträder dels på blottad vitmosstorv i högmossar på fastlandet, dels på kalkbleke i gotländska alvarvätar. Den lokal för *Elaphrus uliginosus, Panagaeus cruxmajor, Chlaenius sulcicollis* och *C. quadrisulcatus* som beskrivs av Wallin *m.fl.* (2000) är ett näringsfattigt kalkkärr.

Näringsrika våtmarker

De tidiga successionsstadierna i eutrofa våtmarker är helt beroende av hävd eller annan störning, och kvävs snabbt av vass och andra höga växter när störningen upphör (Fig. 3). I dessa miljöer — t.ex. vid de syd- och mellansvenska slättsjöarna — ser vi alltså effekterna av upphörd hävd allra tydligast. Regleringar och tilltagande eutrofiering har naturligtvis förvärrat situationen ytterligare. Avsaknaden av vattenståndsfluktuationer i Mälaren anges t.ex. som en viktig anledning till igenväxandet av vikar och deras försämring som fågellokaler. Karaktärsarter för välhävdade strandbeten vid slättsjöar är *Agonum marginatum, Panagaeus cruxmajor, Chlaenius tristis* och *C. nigricornis.* Jordlöparinventeringar i denna miljö är Antonsson & Lennartsson (1985) och Ljungberg (1994, 1995).

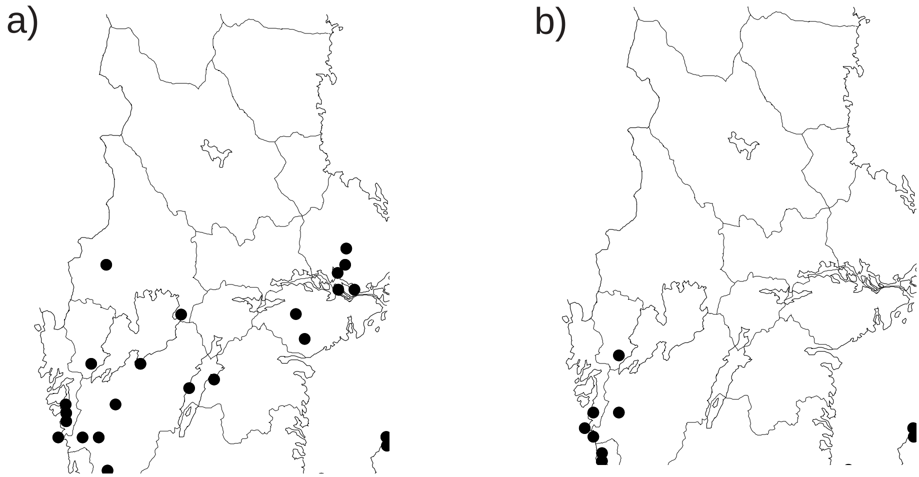
Näringsfattiga våtmarker

I näringsfattiga kärr och strandmiljöer påträffas flera arter som framför allt kräver en sparsam markvegetation med blottade ytor av mossa, torv eller mineraljord. Exempel är *Elaphrus uliginosus* och *Agonum marginatum.* Mer strikt knutna till näringsfattig mark i sig tycks åtminstone *Bembidion humerale* och *Acupalpus dubius* vara. I näringsfattiga miljöer fortskrider igenväxningen långsammare än i näringsrika miljöer, och vegetationsstrukturen blir inte lika tät även i avsaknad av hävd. Sannolikt är detta anledningen till att flera arter som i näringsrika miljöer är utpräglat hävdgynnade under mer näringsfattiga förhållanden också uppträder i ohävdade våtmarker (Ljungberg 1994). Exempel på sådana arter är *Elaphrus uliginosus* och *Panagaeus cruxmajor.* Dessutom var våtmarksslåttern i äldre tider mycket utbredd, och eftersom igenväxningen går så långsamt i näringsfattiga miljöer, kan gamla slåttermyrar behålla en hävdad prägel långt efter att den sista lien hängts upp (Jonsell 1995). Också vätar och alvarsjöar hör till de näringsfattiga miljöerna, något som bidragit till att arter som *Panagaeus cruxmajor* och *Chlaenius nigricornis* kunnat leva kvar här längre än på fastlandslokaler. I avsaknad av hävd växer dock förr eller senare även dessa miljöer igen (Ekstam & Forshed 1992).

De senaste åren har flera överraskande fynd av de ytterst sällsynta sammetslöparna *Chlaenius sulcicollis, C. quadrisulcatus* och *C costulatus* (Wallin *m.fl.* 1999, 2000, Lundberg 1981) gjorts i svenska myrar. Dessa arter är i större delen av Europa starkt hotade eller helt försvunna, och det är inte omöjligt att vi i Sverige med våra stora arealer myrmarker har ett ansvar för deras fortbestånd (Ljungberg 2001a). Helt klart är att näringsfattiga myrmarker är underskattade som jordlöparhabitat.

Stränder vid rinnande vatten

Jordlöparfaunan på stränder vid rinnande vatten är ännu ett exempel på artrika samhällen av starkt specialiserade arter, knutna till vegetationsfattiga miljöer i tidiga successionsstadier. I detta fall upprätthålls miljön genom den naturliga vattenregimen i oreglerade vattendrag. Erosion och sedimentation skapar en mångfald av olika miljöer längs vattendraget, där stränderna längs snabbt strömmande partier domineras av grövre sten- och grusfraktioner, medan bankar av sand eller silt avsätts i lugnt flytande partier. När vattendraget skär genom finkorniga avlagringar utbildas också erosionsbrinkar. De stora vattenståndsväxlingarna förhindrar att vegetationen längs stränderna stabiliseras. I dessa miljöer är jordlöparfaunan mycket rik, och domineras av små arter med god spridningsförmåga. Olika jordlöparsamhällen är ofta zonerade efter vegetationsstruktur samt substratets kornstorlek och fuktighet. På stränder av grus eller klappersten påträffas lithofila arter som *Bembidion pet-*



Figur 7. Svenska fynd av gulkantad kärrlöpare, ***Agonum marginatum,*** *under tidsperioderna 1920-1959 resp. 1960-2000. Fyndangivelserna har standardiserats efter 10x10 km-rutor (rutnätet ej markerat i figuren). Att arten framför allt har försvunnit från inlandslokaler framgår tydligt. Data ur Ljungberg (opubl. databas).*

Swedish records of ***Agonum marginatum*** *in different time periods. The species has disappeared from most inland localities, especially in the northern parts of the distribution. The most likely cause of the decline is overgrowing caused by cessation of grazing, eutrophication and water table regulation.*

rosum och *Perileptus areolatus,* medan *Cicindela maritima, Dyschirius intermedius, D. angustatus, Bembidion argenteolum, B. litorale, B. ruficolle, B. semipunctatum, B. stephensi* och *B. lunatum* kräver ett finkornigare substrat. Habitatkraven hos de älvstrandlevande jordlöparna har studerats i talrika arbeten av Andersen (1969, 1978, 1982, 1983a, 1983b, 1997), som också karterat arters förekomst (Andersen & Hanssen 1993) och inventerat enskilda vattendrag (Andersen & Hanssen 1994). Också i Sverige finns en rad inventeringar av älvstrandmiljöer (Palm & Lindroth 1936, 1937, Nilsson & Lundberg 1984, Berglind *m.fl.* 1997).

Havsstränder

Exponerade flygsandstränder vid havet är extrema störningsmiljöer med en särpräglad flora och fauna. Bland de rödlistade jordlöparna hör *Cicindela maritima, Dyschirius impunctipennis* och *Bembidion andreae* hit. Eftersom sanden rörs om kraftigt av väder och vind är ofta igenväxning inte det största problemet. Överdrivet slitage p.g.a. badturism är på många platser ett värre hot. *Cicindela maritima* tycks dock ha försvunnit från åtminstone en halländsk lokal p.g.a. igenväxning av dynsänkor (egen obs.). Mer skyddade havsstränder ställs inför igenväxningshotet på samma sätt som sötvattensstränderna, om än i mindre grad. Flera arter som i inlandet gått kraftigt tillbaka förekommer idag främst vid kusten, särskilt på beteshävdade havsstrandängar. Ett exempel är *Agonum marginatum* (Fig. 7). Andra exempel är tre arter ur den ovannämnda ”kvartetten”: *Elaphrus uliginosus, Panagaeus cruxmajor* och *Chlaenius tristis*. Unika (saltkrävande) marsklandsarter är *Dyschirius chalceus, Pogonus luridipennis* och



Figur 8. Borgholms alvar, en klassisk lokal för torrängslevande jordlöpare som bombarderbagge ***Brachinus crepitans****, azurlöpare* ***Ophonus azureus****, blå örtlöpare* ***Lebia cyanocephala*** *och blank skulderlöpare* ***Cymindis humeralis****. Alvaret hävdas genom nötbete men ett minskat betestryck har försämrat betingelserna för dessa arter under senare år. Räpplinge, Borgholm 4/6 2002.*

Dry pasture on alvar ground. Even on poor soils like this, overgrowing caused by insufficient grazing pressure constitutes a threat to many species.

den i Sverige utdöda *Anisodactylus poeciloides*.

En unik miljö är de rasbranter (backafall) som finns på Ven och längs den innanförliggande Öresundsstranden (Palm 1935). Skred och jordflytning i branterna skapar vegetationsfattiga ytor med varierande kornstorlekar och markfuktighet. De ständiga rasen förorsakas av en kombination av vind-/vågerosion och att framträngande grundvatten gör branterna instabila. Under efterkrigstiden har en intensiv uppodling av intilliggande jordbruksmark (som förr betades) sänkt grundvattennivån, vilket i kombination med upphörd beteshävd gör att backafallen nu i allt högre grad hotas av igenväxning. Rödlistade jordlöparter här är *Dyschirius angustatus, D. intermedius, D. laeviusculus, Clivina collaris, Bembidion andreae, B. stephensi* och *Chlaenius vestitus.*

Trädesåkrar, täkter och annan ruderatmark

De ovan uppräknade miljöerna — betes- och slåtterhävdade marker, hydrologiskt ostörda våtmarker, stränder vid oreglerade vattendrag, oexploaterade flygsandstränder och backafall — är alla självklara objekt för naturvården. Jag vill dock inte försitta chansen att här också ta upp några biotoper som alltför ofta glöms bort i naturvårdssammanhang. Till odlingslandskapets hävdberoende naturtyper hör nämligen också de tidiga igenväxningssuccessionerna på tidigare störd, ogödslad mark. En engelsk studie exemplifierar detta. Hedområdet Breckland i östra England hyser ett betydande antal nationellt hotade arter, men de viktigaste miljöerna är inte floristiskt välkända habitat som ljunghedar, gräshedar eller sanddyner. I stället är den rikaste jordlöparfaunan knuten till årligen störd ogöds-

lad jordbruksmark med låg och sparsam vegetation, talrika markblottor och ett varmt mikroklimat (Telfer & Eversham 1996). När naturvärdesbedömningar görs utifrån botaniska kriterier förbises sådana miljöer ofta, eftersom deras flora anses vara trivial och ruderatpräglad. Arter knutna till sådana kortlivade miljöer har ofta en god spridningsförmåga, men i dagens odlingslandskap har dessa miljöer blivit så sällsynta att deras fauna får allt svårare att hålla sig kvar.

Trädesåkrar

Trädesbrukets försvinnande har utan tvekan haft en stor negativ inverkan på många arter. Efter EU-inträdet har ändrade bidragsregler lett till att åkermark återigen läggs i träda, men det är till stor del ”fel” marker. Trädesåkrarna hamnar på de mest produktiva markerna, medan de magra markerna växer igen eller läggs om till betesmark. Bland trädesåkrarnas jordlöpare återfinns *Pterostichus punctulatus, Amara littorea, Harpalus griseus* och *H. calceatus,* fyra öppenmarksarter som i hela Nord- och Västeuropa uppvisat en kraftig tillbakagång under efterkrigstiden. De hör alla hemma i de tidigaste successionsfaserna. Förutom på trädesåkrar påträffas de också på andra typer av nyligen störd ruderatmark.

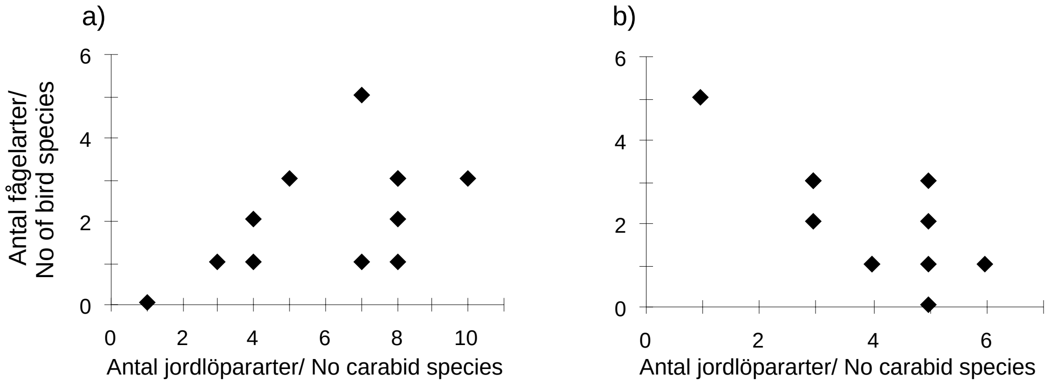
Täkter

Om trädesåkrar är en bortglömd biotop, så är igenväxande grus-, sand-, ler- och torvtäkter rent ut sagt missförstådda. Täkter betraktas allmänt som ren skräpmark, och misshandlas därför svårt. Om de inte förvandlas till illegala soptippar, så utsätts de för kosmetiska och onödiga ”restaureringar”, ofta med naturvårdande myndigheters goda minne. Naturvärdena i täkter är ofta svårbedömda, eftersom deras artsamhällen ofta stämmer illa överens med naturliga miljöers. Arter som i mer naturliga miljöer aldrig påträffas tillsammans samexisterar ofta i täkter. Dessa kulturskapade miljöer förtjänar emellertid en plats i naturvården, då de kan erbjuda reträttplatser för arter knutna till tidigsuccessionsmarker av flera olika slag. De kan även för stenotopa arter fungera som spridningskorridorer mellan fragmenterade habitat (Vermeulen 1993, 1994), och för vissa hotade arter kan starkt kulturpåverkade miljöer rentav erbjuda mer gynnsamma habitat än mer traditionellt skötta marker (Eversham *m.fl.* 1996). I Bayern jämfördes jordlöparfaunan på vegetationsfattiga grus- och sandbankar vid flodstränder med faunan i igenväxande grus-, sand- och lertäkter. Nära 70% av flodströndernas arter, däribland flera regionalt sällsynta eller hotade arter, kunde också påträffas i täkter (Plachter 1986). Av jordlöpararter listade som nationellt sällsynta eller hotade i Storbritannien har över 35% noterats ifrån täkter (Eversham *m.fl.* 1996). I Sverige är siffran jämförbar, och i min ”rensade” version av rödlistan (Tabell 1) överstiger andelen rentav 50% — en anmärkningsvärt hög siffra! En stor andel av våra hotade arter lever alltså idag i miljöer som inte ens betraktas som ”natur”, t.ex. gamla täkter, vägkanter och annan ruderatmark (Ljungberg 2001b).

I täkter av olika slag och i olika delar av landet kan man finna rödlistade jordlöpare hemmahörande i snart sagt alla de ovan uppräknade miljöerna. Från sandfält kommer *Harpalus*-arter som *H. melancholicus, H. servus, H. hirtipes* och *H. picipennis,* från trädesåkrar *Pterostichus punctulatus, Harpalus griseus* och *H. calceatus,* från alvarmark *Harpalus subcylindricus,* från ljunghedar *Bembidion nigricorne, Amara infima* och *Cymindis macularis,* från torrängar *Carabus convexus* och *Brachinus crepitans,* från älvstränder *Dyschirius angustatus, D. intermedius, Bembidion ruficolle* och *B. lunatum,* från torvmark *Bembidion humerale,* från vegetationsfattiga stränder *Elaphrus uliginosus* och *Agonum marginatum,* från vegetationsrika stränder *Panagaeus cruxmajor* och *Chlaenius nigricornis,* från backafall *Bembidion andreae, B. stephensi* och *Chlaenius vestitus,* från marskländer *Dyschirius chalceus. Ophonus puncticollis* är exempel på en art som i Sverige nästan uteslutande påträffats i täkter och andra kulturpräglade torrmarksmiljöer. Trots att täkternas stora betydelse för evertebratfaunan alltså är väl dokumenterad finns mycket få svenska inventeringar av täkter, där Sörensson (1983) utgör ett undantag.

Övriga miljöer

Endast ett litet fåtal av de i Sverige rödlistade jordlöparna är knutna till icke störningspräglade skogsmiljöer. Hit hör *Carabus intricatus, Abax*



Figur 9. Antalet arter av a) hävdgynnade och b) igenväxningsgynnade jordlöpare och antalet arter av hävdgynnade fåglar (strandskata, rödbena, enkelbeckasin, tofsvipa, fältpiplärka och gulärla) på 12 strandängar vid Tåkern i Östergötland. Från Ljungberg 2001b.

Number of species of wetland carabids (x-axis) and birds (y-axis) on 12 different sites at the lake Tåkern: a) management-dependent carabids (disfavoured by overgrowing) versus management-dependent birds, b) carabids favoured by overgrowing versus management-dependent birds.

parallelepipedus, Platynus krynickii, P. longiventris, P. mannerheimii, *Agonum duftschmidi* och *Badister lacertosus*. De två förstnämnda befinner sig i Sverige vid sin absoluta nordgräns, och hotas främst av biotopfragmentering i det uppodlade sydsvenska landskapet. *Platynus krynickii, P. mannerheimii* (Lindelöw 1990), *Agonum duftschmidi* och *Badister lacertosus* är knutna till skuggiga våtmarksmiljöer, och det främsta hotet är utdikning av skogskärr. För *Platynus longiventris* — som uppvisar en markant tillbakagång och torde vara den mest hotade av dem alla — har det framkastats att det främsta hotet faktiskt är ett försämrat mikroklimat, förorsakat av att av översvämningsstränderna längs nedre Dalälven som en följd av vattenregleringar växer igen (Eriksson 2000). Även den s.k. urskogslöparen tycks alltså vara beroende av störning! En annan störningsberoende skogsart är *Sericoda bogemanni* som med effektiv brandbekämpning och upphört svedjebruk försvunnit från landet.

Jordlöparna i naturvården

En av förklaringarna till insekternas diversitet är att de förmår utnyttja miljön i en mycket liten skala (s.k. *mikrohabitat*, där prefixet ”mikro” naturligtvis endast syftar på en jämförelse med vår egen kroppslängd). Insekter kan därför lägga en ny dimension till studier av marktyper och växtsamhällen, och belysa aspekter av miljön som andra organismgrupper inte (eller i mycket lägre grad) är känsliga för (se Kremen *m.fl.* 1993, Thomas 1994). Syftet med denna artikel är att med jordlöparna som exempel lyfta fram: 1) vikten av ett småskaligt tänkande i betraktandet av mark- och vegetationsstruktur, och 2) den betydelse som olika former av störning har för den biologiska mångfalden. Trots att jag medvetet har begränsat mig till ett litet antal väldefinierade habitattyper, är det slående hur stor del av våra rödlistade jordlöpararter som omfattas av dessa få störningspräglade miljöer. Min fasta övertygelse är dessutom att jordlöparna i stor utsträckning samvarierar med andra — mindre väl kända — grupper av evertebrater, som delar deras knytning till tidiga successionsstadier. Samma beroende av ett varmt mikroklimat är t.ex. uppenbar hos många dynglevande skalbaggar, och starkt misstänkt också hos många växtlevande skalbaggar (Ljungberg *in press*).

Spridningsförmåga

Jordlöparnas förmåga att snabbt kolonisera ny-

bildade habitat ger gott hopp för restaureringar. Till exempel har flertalet strandlevande jordlöpare, som en naturlig följd av sin anpassning till tillfälligt översvämmade miljöer, väl utvecklad flygförmåga och en god förmåga till spridning och nykolonisation (den Boer 1970). Som polyfaga rovdjur är de inte heller beroende av att vissa bestämda värddjur eller värdväxter hinner vandra in på lokalen. Vid en inventering av betade strandängar i Skåne kunde också rödlistade arter som *Agonum marginatum* och *Chlaenius nigricornis* påträffas på ytor som bara några år tidigare röjts från sly och tät bladvass, och där åtminstone en av lokalerna var belägen ca 2 kilometer ifrån närmaste tänkbara lämpliga biotop (Ljungberg 1995). Den snabba expansionen av *Chlaenius tristis* vid Tåkern är ett annat exempel. Arten är sedan gammalt känd från Tåkern, men påträffades ej alls vid inventeringar 1983-84 (Antonsson & Lennartsson 1985). År 2000 påträffades den i antal på flera lokaler (Simonsson *in prep.*). Ökningen är alldeles säkert ett resultat av återupptagen hävd längs sjöns stränder.

Å andra sidan finns bland jordlöparna också arter med betydligt sämre spridningsförmåga (den Boer 1990, de Vries & den Boer 1990), t.ex. de stora jordlöparna i släktet *Carabus*, vilka nästan alla saknar flygförmåga (Lindroth 1949). Vid miljöövervakning kan sådana arter ha stor betydelse, då de kräver en kontinuitet av lämpliga biotoper i ett område och kan tänkas reagera negativt på biotopfragmentering. Aktuella i den svenska faunan är *Carabus convexus* (på sandmarker, torrängar och torra ljunghedar), *C. nitens* (på fuktiga ljunghedar, myrmark och alvarmark) och *Abax parallelepipedus* (i skånska ädellövskogar), möjligen också *Carabus clathratus* (på myrmark och strandängar) — även om enstaka individer av den sistnämnda arten besitter fullt utvecklade flygvingar. I isolerade hedfragment uppvisade jordlöpare med god spridningsförmåga en nedgång i diversitet när fragmentens storlek understeg 8-25 hektar, medan nedgången för arter med låg spridningsförmåga var märkbar redan då fragmentens storlek understeg 75 hektar (de Vries 1994). För *Carabus nitens* har det konstaterats att ytor av lämpligt habitat mindre än 40 hektar inte är tillräckliga för att trygga en populations överlevnad på lång sikt (Assmann & Janssen 1999).

Samvariation med andra fauna- och floravärden

När artrikedom av kärlväxter, humlor, dagfjärilar, dyngbaggar, jordlöpare och fåglar jämfördes i naturbetesmarker kring Uppsala påträffades endast få korrelationer mellan diversiteten av de olika grupperna (Vessby *m.fl.* 2002). Helt klart är alltså att olika grupper belyser olika aspekter av miljön, och att valet av grupp kommer att påverka de slutsatser som dras om naturvärden och skötselåtgärder. Vid Tåkern inventerades jordlöpare och fåglar under år 2000 på 12 strandängslokaler med olika grad av hävd eller ohävd (Simonsson *in prep.*). När antalet arter av hävdgynnade jordlöpare jämförs med antalet arter av häckande hävdgynnade fåglar är överensstämmelsen överraskande god, med tanke på att jordlöpare och fåglar speglar habitatets kvaliteter i två helt olika skalor (fig. 9a). Även då man avsätter antalet igenväxningsgynnade jordlöpararter mot antalet häckande hävdgynnade fåglar kan ett visst samband ses, men då med en negativ korrelation (fig. 9b).

Beträffande sambanden mellan diversitet av jordlöpare och diversitet av andra grupper återstår mycket att utröna. Miljöer med stor artrikedom av insekter är över huvud taget ofta påtagligt fattiga när det gäller t.ex. kärlväxtfloran. En botanisk inventering av en engelsk hedmark gav 6 arter av kärlväxter och 8 arter kryptogamer på en yta av 4 m^2. En enda fallfälla och en vattenfylld skål (för fångst av flygande insekter) placerade i samma yta resulterade i 346 insektsarter, varav 1 var ny för Storbritannien, 3 starkt hotade och 15 nationellt sällsynta (Telfer & Eversham 1996). Särskilt i botaniskt artfattiga marker som hedar och myrar (Usher 1992, Usher & Thompson 1993, Gardner *m.fl.* 1997) eller flygsandfält (Desender *m.fl.* 1991) är det knappast överraskande att botaniska kriterier är oförmögna att urskilja de subtila skillnaderna mellan olika insektshabitat.

Slutord

Bland de tidigsuccessionsmarker som räknats upp här ovan står naturbetesmarkerna naturligtvis areellt i en klass för sig. Arealen naturliga fodermarker har minskat starkt under de senaste 100 åren, och särskilt hårt drabbade är slåttermarker och utmarksbeten. Dagens naturbetes-

marker är ofta belägna på tidigare ängsmark (Nilsson & Rundlöf 2001), medan magra, hårt betade utmarker till stor del förbisetts i naturvårdsarbetet. Det är ställt utom varje tvivel att naturliga fodermarker hyser en mycket stor del av den biologiska mångfalden i det svenska landskapet (inte minst vad gäller insekterna), och att en stor del av det ålderdomliga jordbrukslandskapets insektfauna idag befinner sig på reträtt. Inför framtiden bör vi alltså ställa oss frågan: vilka habitat och strukturer i odlingslandskapet är viktigast för den mångfald vi vill bevara? Jag tror att det finns anledning att misstänka att just de tidiga successionsstadier och den vegetationsstruktur som upprätthålls av ett relativt högt betestryck på mager mark hör till de allra mest hotade.

Att skapa förutsättningar för en artrik insektfauna i odlingslandskapet handlar alltså till stor del om att bibehålla eller återskapa solexponerade, ”varma” habitat med brutet vegetationstäcke och kortvuxen vegetation. Vår kunskap om olika hävdformers betydelse för markfaunan är tyvärr fortfarande fragmentarisk. Med tanke på hur stora entomologiska värden som har funnits och till viss del fortfarande finns i våra slåtter- och naturbetesmarker, är det olyckligt att sambanden mellan hävdform, betestryck och artsammansättning är så dåligt kända. Ökade kunskaper behövs, och jag vill rekommendera alla entomologer att göra till en vana att notera markhävdtillståndet på lokaler de besöker. Det behövs inga större botaniska kunskaper för att kunna uppskatta graden av hävd eller ohävd, och det finns utmärkt litteratur på området för den som vill lära sig mer (Ekstam & Forshed 1992, 1996, 2000, 2002). Glöm bara inte bort att även en i dag ohävdad lokal mycket väl kan ha en betes- eller slåtterpräglad flora och fauna. Rostiga badkar och förfallande taggtrådsstängsel skvallrar ofta om att den nu snabbt igenväxande marken för inte så länge sedan var betad.

Efter att på detta sätt ha framhållit hävdens betydelse, vill jag understryka att det finns en aspekt av naturvården som vi nästan helt har förbisett: nämligen hur viktiga täkter, dikeskanter, trädesåkrar och annan ruderatartad s.k. skräpmark är för den biologiska mångfalden. Att inte jordlöparna är ensamma om detta belyses av en nyligen genomförd genomgång av rödlistade skalbaggsarter med förekomst i öländska torrmarker, omfattande totalt 99 arter. Av dessa har 49 arter förekomst i ruderatartade miljöer och för 18 av dessa erbjuder sådana marker idag de viktigaste eller enda habitaten (Ljungberg *in press*). En stor andel av odlingslandskapets hotade arter är alltså för sin fortsatta överlevnad mer eller mindre beroende av miljöer som nästan helt har glömts bort av naturvården!

Tack

Denna artikel baseras till stor del på en rapport om jordlöpare som indikatorer vid övervakning av värdefulla naturmiljöer, skriven åt Naturvårdsverket (Ljungberg 2001b). Nicklas Jansson lotsade projektet genom hela processen från idé till färdig rapport. En remissversion kommenterades av Johan Abenius, Kjell Antonsson, Bengt Ehnström, Markus Forslund, Bengt Gunnarsson, Ulf Gärdenfors, Thomas Johansson, Stig Lundberg och Mikael Sörensson. Idén att omarbeta delar av texten till en artikel för Entomologisk Tidskrift härrör ifrån ET’s redaktör Mats Jonsell, som tillsammans med Åke Lindelöw också bidragit med goda synpunkter på innehåll och disposition. Ett stort tack till er alla!

Referenser

Alexandersson, H., Ekstam & U., Forshed, N. 1986. Stränder vid fågelsjöar. Stockholm (Statens Naturvårdsverk).

Andersen, J. 1969. Habitat choice and life-history of Bembidiini (Col., Carabidae) on river banks in central and northern Norway. – Norsk Ent. Tidskr. 17: 17-65.

Andersen, J. 1978. The influence of the substratum on the habitat selection of Bembidiini (Col., Carabidae). – Norw. J. Ent. 25: 119-138.

Andersen, J. 1982. Contribution to the knowledge of the distribution, habitat selection and life-history of the riparian beetles of Norway. – Fauna Norv. Ser. B. 29: 62-68.

Andersen, J. 1983a. The habitat distribution of species of the tribe Bembidiini (Col., Carabidae) on banks and shores in northern Norway. – Not. Ent. 63: 131-142.

Andersen, J. 1983b. Towards an ecological explanation of the geographical distribution of riparian beetles in western Europe. – J. Biogeogr. 10: 421-435.

Andersen, J. 1997. Habitat distribution of riparian species of Bembidiini (Col., Carabidae) in south and central Norway. – Fauna Norv. Ser. B. 44: 11-25.

Andersen, J. & Hanssen, O. 1993. Geographical distribution of the riparian species of the tribe Bembidiini (Col., Carabidae) in south and central Norway. – Fauna Norv. Ser. B. 40: 59-69.

Andersen, J. & Hanssen, O. 1994. Invertebratfaunan på elvebredder — et oversett element. 1. Biller (Coleoptera) ved Gaula i Sør-Trøndelag. – NINA Oppdragsmelding 326: 1-23.

Assmann, T. & Janssen, J. 1999. The effects of habitat changes on the endangered ground beetle *Carabus nitens* (Coleoptera: Carabidae). – J. Insect Conserv. 3: 107-116.

Andersson, L. & Appelqvist, T. 1987. Naturen inom Skillingaryds skjutfält. Jönköping (Länsstyrelsen i Jönköpings län).

Antonsson, K. & Lennartsson, S. 1985. Carabider (Col.) vid Tåkerns stränder. Projektarbete (avd. f. Biologi, Linköpings Universitet).

Appelqvist, T. & Bengtsson, O. 1995. Brynmiljöer i Bohuslän — insektsliv, biologisk mångfald och synpunkter på övervakning. Göteborg (Länsstyrelsen i Göteborgs och Bohus län).

Baranowski, R. & Sörensson, M. 1981. Bland sandmarksskalbaggar vid östskånska Ripa. – Ent. Tidskr. 102:17-21.

Bangsholt, F. 1983. Sandspringernes og løbebillernes udbredelse og forekomst i Danmark ca. 1830-1981. Dansk Faunistisk Bibliotek 4. Köpenhamn (Scandinavian Science Press).

Berglind, S.-Å., Ehnström, B. & Ljungberg, H. 1997. Strandskalbaggar, biologisk mångfald och reglering av små vattendrag — exemplen Svartån och Mjällån. – Ent. Tidskr. 118: 137-154.

Bornfeldt, F. 1968. Faunans sammansättning i mulbetade och fårbetade ängshavresamhällen på Ölands Stora Alvar. Opubl. examensarbete, Zool. Inst., Stockholms Universitet.

Bornfeldt, F. 1995. Ölands alvars insekter. Insekter i ängshavresamhället. Uppsala Univ. Ekol. Forskningsstation, Ölands Skogsby.

de Vries, H.H. 1994. Size of habitat and presence of ground beetle species. – I: Desender, K. m.fl. (ed.). Carabid beetles: Ecology and Evolution: 253-259. Dordrecht (Kluwer).

de Vries, H.H. & den Boer, P.J. 1990. Survival of populations of *Agonum ericeti* (Col., Carabidae) in relation to fragmentation of habitats. – Netherl. J. Zool. 40: 484-498.

den Boer, P.J. 1970. On the significance of dispersal power for populations of carabid-beetles (Coleoptera, Carabidae). – Oecologia 4: 1-28.

den Boer, P.J. 1990. Density limits and survival of local populations in 64 carabid species with different powers of dispersal. – J. Evol. Biol. 3: 19-48.

Desender, K., Dufrêne, M. & Maelfait, J.-P. 1994. Long term dynamics of carabid beetles in Belgium: a preliminary analysis on the influence of changing climate and land use by means of a database covering more than a century. – I: Desender, K. m.fl. (ed.). Carabid beetles: Ecology and Evolution: 253-259. Dordrecht (Kluwer).

Desender, K., Maelfait, J.-P. & Baert, L. 1991. Carabid beetles as ecological indicators in dune management. – Elytron suppl. 5: 239-247.

Desender, K., Pollet, M. & Segers, R. 1984. Carabid beetle distribution along humidity gradients in rivulet-associated grasslands. – Biol. Jb. Dodonaea 52: 64-75.

Desender, K. & Turin, H. 1989. Loss of habitats and changes in the composition of the ground and tiger beetle fauna in four west European countries since 1950. – Biol. Conserv. 48: 277-294.

Ekstam, U. & Forshed, N. 1992. Om hävden upphör. Stockholm (Naturvårdsverket).

Ekstam, U. & Forshed, N. 1996. Äldre fodermarker. Stockholm (Naturvårdsverket).

Ekstam, U. & Forshed, N. 2000. Svenska naturbetesmarker — historia och ekologi. Stockholm (Naturvårdsverket).

Ekstam, U. & Forshed, N. 2002. Svenska alvarmarker — historia och ekologi. Stockholm (Naturvårdsverket).

Eriksson, P. 2000. Populationsutveckling för några trädlevande skalbaggar vid nedre Dalälven. – Ent. Tidskr. 121: 119-135.

Eversham, B.C., Roy, D.B. & Telfer, M.G. 1996. Urban, industrial and other manmade sites as analogues for natural habitats for Carabidae. – Ann. Zool. Fenn. 33: 149-156.

Eyre, M.D., Luff, M.L. & Rushton, S.P. 1990. The ground beetle fauna of intensively managed agricultural grasslands in northern England and southern Scotland. – Pedobiologia 34: 11-18.

Eyre, M.D. & Luff, M.L. 1990. A preliminary classification of European grassland habitats using carabid beetles. – I: Stork, N.E. (ed.). The role of ground beetles in environmental and ecological studies: 227-236. Andover (Intercept).

Gardner, S.M. 1991. Ground beetle communities on upland heath and their association with heathland flora. – J. Biogeogr. 18: 281-289.

Gardner, S.M., Hartley, S.E., Davies, A. & Palmer, S.C.F. 1997. Carabid communities on heather moorlands in northeast Scotland: the consequences of grazing pressure for community diversity. – Biol. Conserv. 81: 275-286.

Grime, J.P. 2001. Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties. Chichester (John

Wiley & Sons).

Gunnarsson, B. & Götmark, F. 1998 Jordlöpare på fyra ljunghedar i Halland. Studier av successionsstadier och förslag till miljöövervakning. (Länsstyrelsen i Hallands län).

Gärdenfors, U. 2000. Rödlistade arter i Sverige 2000. Uppsala (ArtDatabanken, SLU).

Holmes, P.R., Boyce, D.C. & Reed, D.K. 1991. Nationally uncommon ground beetles (Col.: Carabidae) from Welsh wetlands. – Ent. Record 103: 301-306.

Holmes, P.R., Boyce, D.C. & Reed, D.K. 1993a. The ground beetle fauna of Welsh peatland biotopes: factors influencing the distribution of ground beetles and conservation implications. – Biol. Conserv. 63: 153-161.

Holmes, P.R., Fowles, A.P. & Boyce, D.C. 1993b. The ground beetle fauna of Welsh peatland biotopes: species assemblages in relation to peatland habitats and management. – Biol. Conserv. 65: 153-67.

Irmler, U., Paustian, D., Rief, S., Sioli, E., Simon, J. & Voigt, N. 1994. Entwicklungen von tiergemeinschaften infolge von pflegemaßnahmen in trockenheide-naturschutzgebieten. – Faun.- Ökol. Mitt. Suppl. 16: 83-121.

Jonsell, M. 1995. Skalbaggar på Prästflon, en myr i Ångermanland — är floristiskt skyddsvärda myrar intressanta även ur insektssynpunkt? – Ent. Tidskr. 116: 151-159.

Klinge 1993. Die sukzession der arthropodfauna brachliegender, ehemaligen sandäcker als folge von flächenstillegungen. – Faun.- Ökol. Mitt. Suppl. 15: 39-63.

Kremen, C., Colwell, R.K., Erwin, T.L., Murphy, D.D., Noss, R.F. & Sanjayan, M.A. 1993. Terrestrial arthropod assemblages: their use in conservation planning. – Conserv. Biol. 7: 796-808.

Lindelöw, Å. 1990. Habitatval och säsongsaktivitet hos *Agonum mannerheimii* (Coleoptera, Carabidae) i en uppländsk sumpskog. – Ent. Tidskr. 111: 163-166.

Lindroth, C.H. 1945. Die Fennoskandischen Carabidae, I-II. Medd. från Göteborgs Musei Zool. Avd. 109, 110. Göteborg.

Lindroth, C.H. 1949. Die Fennoskandischen Carabidae, III. Medd. från Göteborgs Musei Zool. Avd. 122. Göteborg.

Lindroth, C.H. 1961. Svensk Insektfauna 9, sandjägare och jordlöpare. Stockholm (Entomologiska Föreningen i Stockholm).

Ljungberg, H. 1989. Jordlöparfaunan på Revingefältets torra sandmarker (Coleoptera, Carabidae). 5p Projektarbete i Biologi, Lunds Universitet.

Ljungberg, H. 1994. Jordlöparfaunan i Kvismaren och Norrbyåstrakten (Coleoptera, Carabidae). Länsstyrelsen i Örebro län.

Ljungberg, H. 1995. Jordlöpare och kortvingar på öppna våtmarker längs nedre Helgeån. Länsstyrelsen i Kristianstads Län.

Ljungberg, H. 1999. Skalbaggar och andra insekter på sandstäppslokaler i östra Skåne. Länsstyrelsen i Skåne län.

Ljungberg, H. 2001a. Ett bortglömt 1800-talsfynd av träsksammetslöparen,*Chlaenius sulcicollis* (Coleoptera: Carabidae). – Ent. Tidskr. 122: 57-59.

Ljungberg, H. 2001b. Jordlöpare som indikatorer vid övervakning av värdefulla naturmiljöer. Länsstyrelsen i Östergötland, rapport 2001: 18. Linköping.

Ljungberg, H. in press. Bete, störning och biologisk mångfald — hotade skalbaggar i öländska torrmarker. Kalmar (Länsstyrelsen i Kalmar län).

Luff, M.L. 1996. Use of carabid beetles as environmental indicators in grasslands and cereals. – Ann. Zool. Fenn. 33: 185-195.

Luff, M.L., Eyre, M.D. & Rushton, S.P. 1989. Classification and ordination of habitats of ground beetles in north-east England. – J. Biogeogr. 16: 121-130.

Luff, M.L., Eyre, M.D. & Rushton, S.P. 1992. Classification and prediction of grassland habitats using ground beetles. – J. Environ. Manage. 35: 301-315.

Lundberg, S. 1981. Återfynd av jordlöparna *Chlaenius sulcicollis* och *Harpalus nigritarsis* i Sverige. Ent. Tidskr. 102: 13-15.

Lundberg, S. 1995. Catalogus Coleopterorum Sueciae. Stockholm (Naturhistoriska Riksmuseet).

Maelfait, J.-P., Desender, K. & Dufrêne, M. 1994. Carabid beetles and nature conservation research in Belgium: a review. – I: Desender, K. m.fl. (ed.). Carabid beetles: Ecology and Evolution: 319-323. Dordrecht (Kluwer).

Marggi, W.A. 1992. Faunistik der sandlaufkäfer und laufkäfer der Schweiz. Neuchatel (Centre de suisse de cartographie de la faune).

McFerran, D.M., Meharg, M.J., Montgomery, W.I. & McAdam, J.H. 1994. The impact of grazing on communities of ground-dwelling beetles in upland vegetation in north-east Ireland. – I: Desender, K. m.fl. (ed.). Carabid beetles: Ecology and Evolution: 325-330. Dordrecht (Kluwer).

Mossakowski, D., Främbs, H. & Baro, A. 1990. Carabid beetles as indicators of habitat destruction caused by military tanks. – I: Stork, N.E. (ed.). The role of ground beetles in environmental and ecological studies: 237-243. Andover (Intercept).

Nilsson, O. & Lundberg, S. 1985. Strandlevande skalbaggar vid Öre älv. – Ent. Tidskr. 106: 27-37.

Nilsson, S.G. & Rundlöf, U. 2001. Smålands beteshagar — naturvärden, historia och skötsel. Diö (Naturkul).

Palm, T. 1931. Om coleopterfaunan i Ombergstrakten. – Ent. Tidskr. 52: 25-37.

Palm, T. 1932. Om coleopterfaunan i Ombergstrakten, tillägg 1. – Ent. Tidskr. 53: 210-224.

Palm, T. 1935. Coleopterologiska studier på ön Ven. Medd. från Göteborgs Musei Zool. Avd. 65. Göteborg.

Palm, T. 1937. Om coleopterfaunan i Ombergstrakten, tillägg 2. – Ent. Tidskr. 58: 172-177.

Palm, T. & Lindroth, C.H. 1936. Coleopterfaunan vid Klarälven. I. Ark. Zool. Bd 28A, 19: 1-42.

Palm, T. & Lindroth, C.H. 1937. Coleopterfaunan vid Klarälven. II. – Ent. Tidskr. 58: 115-145.

Plachter, H. 1986. Composition of the carabid beetle fauna of natural riverbanks and of man-made secondary habitats. – I: den Boer, P.J. *m.fl.* (ed.). *Carabid beetles:* their adaptations and dynamics: 509-535. Dordrecht (Kluwer).

Roth, C.D.E. 1896. Bidrag till en bild af Skånes insektfauna. – Ent. Tidskr. 17: 273-278.

Rushton, S.P., Eyre, M.D. & Luff, M.L. 1990. The effects of scrub management on the ground beetles of oolithic limestone grassland at Castor Hanglands National Nature Reserve, Cambridgeshire, UK. – Biol. Conserv. 51: 97-111.

Schjøtz-Christensen, B. 1965. Biology and population studies of the Carabidae of the Corynephoretum. Aarhus. Natura Jutlandica 11: 1-173.

Schjøtz-Christensen, B. 1966. Biology of some ground beetles (*Harpalus* Latr.) of the Corynephoretum. – Natura Jutlandica 12: 225-229.

Schnitter, P.H. 1994. The development of carabid communities from uncultivated fields and meadows in the first five years of a succession.– I: Desender, K. *m.fl.* (ed.). *Carabid beetles: Ecology and Evolution.* 361-366. Dordrecht (Kluwer).

Simonsson, E. in prep. Hävdens betydelse för jordlöparsamhällena på Tåkerns strandängar. Examensarbete. Avd. för biologi, Linköpings Universitet.

Sörensson, M. 1983. Inventering av insektsfaunan. Grustag i Träkumla och Stånga, Nygårdsmyr, lövskogsområde i Sproge. Länsstyr. i Gotlands Län.

Sörensson, M. 1989. Insektsfaunan i Ulla Hau och några andra gotländska sanddynområden. Länsstyrelsen i Gotlands län.

Sörensson, M. 2000. Insektsinventering av ”Kaninlandet” 1999. Lund (Lunds Kommun, Tekniska förvaltningen).

Telfer, M.G. & Eversham, B.C. 1996. Ecology and conservation of heathland Carabidae in eastern England. – Ann. Zool. Fenn. 33: 133-138.

Thomas, J.A. 1994. Why small cold-blooded insects pose different conservation problems to birds in modern landscapes. – IBIS 137: 112-119.

Turin, H. 1990. Checklist of the ground-beetles of the Netherlands (Coleoptera: Carabidae). – Ent. Berichten 50: 61-72.

Turin, H., Alders, K., den Boer, P.J., van Essen, S., Heijerman, T., Laane, W. & Penterman, E. 1991. Ecological characterization of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in the Netherlands from thirty years of pitfall sampling. – Tijdschr. Ent. 134: 279-304.

Turin, H. & den Boer, P.J. 1988. Changes in the distribution of carabid beetles in the Netherlands since 1880. II. – Biol. Conserv. 44: 179-200.

Usher, M.B. 1992. Management and diversity of arthropods in *Calluna* heathand. – Biodiv. Conserv. 1: 63-79.

Usher, M.B. & Thompson, D.B.A. 1993. Variation in the upland heaths of Great Britain: conservation importance. – Biol. Conserv. 66: 69-81.

van Essen, S.J. 1994. A method to evaluate the condition of heathlands by using catches of carabid beetles. – I: Desender, K. m.fl. (ed.). Carabid beetles: Ecology and Evolution. 383-386. Dordrecht (Kluwer).

Vermeulen, H.J.W. 1993. The composition of the carabid fauna on poor sandy road-side verges in relation to comparable open areas. Biodiv. Conserv. 2: 331-350.

Vermeulen, H.J.W. 1994.The effects of different vegetation structures on the dispersal of carabid beetles from poor sandy heaths and grasslands. – I: Desender, K. m.fl. (ed.). Carabid beetles: Ecology and Evolution: 387-392. Dordrecht (Kluwer).

Vessby, K., Söderström, B., Glimskär, A. & Svensson, B. 2002. Species richness correlations of six different taxa in Swedish seminatural grasslands. – Conserv. Biol. 16: 430-439.

Wallin, H., Lindelöw, Å., Roos, P. & Holmer, M. 1999. Strimmiga sammetslöparen (*Chlaenius quadrisulcatus*)(Coleoptera: Carabidae) i norra Uppland — aktivitet, käkslitage och ålder. – Ent. Tidskr. 120: 101-110.

Wallin, H., Lindelöw, Å. & Nylander, U. 2000. Träsksammetslöparen (*Chlaenius sulcicollis*) (Coleoptera: Carabidae) i södra Gästrikland — aktivitet, käkslitage och ålder. – Ent. Tidskr. 121: 161-170.

Weimarck, H. & Weimarck, G. 1985. Atlas över Skånes flora. Stockholm.